蟋蟀科和螽蟖科昆蟲的足聽器

徐鳳早　沈立美

（中國科學院）

一、導　言

在某些直翅目昆蟲中，聽器非常發達；不獨有固定的位置，並且有複雜的結構，按照聽器位置的不同，它們可以分作兩類：一類是腹聽器，另一類是足聽器。我們曾經發表過關於"幾種蝗科昆蟲的腹聽器"一文，本文是報告蟋蟀科和螽斯科昆蟲足聽器的研究。

研究昆蟲足聽器的人並不少，最早的要推馮惜抱（von Siebold, 1844），後來韓生（Hensen, 1866）、格拉褒（Graber, 1876）、阿待隆（Adelung, 1892）、亥碧希（Herbig, 1903）、史瓦拜（Schwabe, 1906）、以及德百秀（Debaisieux, 1938）等人都作過。早期的論文、觀察固不精細，名詞也欠恰當；因此有許多的叙述使讀者難以瞭解。一般的新近出版的書籍（Weber, 1933; Eltringham, 1933; Imms, 1948; Wigglesworth, 1950），多半是引證史瓦拜、阿待隆等人的描述，並抄襲史氏的圖繪；據我們的瞭解，有些地方却不免大有出入；尤其是所謂中間器、在上述幾本書裏幾乎各有一說，異常混亂。德百秀的論文雖然發表的年日較近，但我們却沒有機會看到；在費格斯勿斯的昆蟲生理學書中轉載了一個圖（Wigglesworth, 1950, p. 165, fig. 135），又太簡單。為得切合我們目前的需要，我們乃根據自己的經驗將本國常見的幾種直翅目昆蟲的足聽器、作一次詳細的研究；主要的是要得到實事求是的結果，並不逐步依靠前人，因此除了重點的糾正過去的錯誤的解說以外、就很少的引證舊籍了。

我們用了四種昆蟲作為研究的材料：（1）闘蟋蟀（*Gryllodes berthelus* Sauss），（2）油葫蘆（*Gryllus testaceus* Walk.），（3）紡織娘（*Mecopoda elongata* L.），（4）夏螽（*Hexacentrus unicolor* Serv.）。這些材料都是從上海售蟲商那裏買來的，因為自己到野外去採集，時間和費用都不經濟；而且不易隨時得到大批的材料，我們把這些

昆蟲的前足剪下來, 固定在堵——霸二氏液中; 用石蠟法切片。因爲昆蟲的幾丁很硬, 灌蠟以前曾經用 Diaphanol 藥劑處理過; 以温度較低 (約 10°C) 浸 7 天的結果最良好; 温度高到 30°C 浸 12 小時、則稍質結有被泡去的趨勢, 也有一部分的劍鞘體、它們的壁縱肋向四面散開。染色主要的是用海登韓氏蘇木精 (Heidenhain's iron haematoxylin)。我們也曾把鬪蟋蟀和油葫蘆的前脛做了一些整封的片子; 雖然染色和退色都不容易恰到好處, 但做得較好的片子, 都能看出聽膜、神經、膝下器和聽脊等結構。我們的圖版 1 圖 3 卽是根據這種整封的片子繪出的。又像夏蠡那樣的材料, 我們曾經試將前脛的外部幾丁剝去。用硼砂洋紅來染色; 這樣、聽脊上的末端細胞固然可以看得清楚, 卽劍鞘體的結構在油鏡下亦能看得十分明確。

爲得描述的方便, 我們必須將昆蟲前脛的各部分方位定好。首先假設一個鬪蟋蟀或一個紡織娘的前足向左右伸開, 這時前足的方向和昆蟲的身體垂直。前脛上和昆蟲比較接近的部分, 我們叫它基部或向心部分; 比較遠離的部分、叫梢部或離心部分。和昆蟲身體前端同一方向的一面、我們叫它前面; 和後端同一方向的一面叫後面。這兩個面上都有聽膜存在, 因此我們依次叫它們爲前聽膜和後聽膜, 又按照自然位置、前脛向上的部分叫背面(或上面), 向下的部分叫腹面(或下面)。

二、觀　　察

(一)鬪蟋蟀

1. 聽器外形的觀察: 鬪蟋蟀前脛的長度約爲3.78毫米; 從脛的基部至末端, 粗細沒有多大的變化。在聽器所在的地方, 略微膨大了一些, 此處的切面上下直徑約爲 0.58 毫米, 但在前脛的中部則爲 0.56 毫米。前脛上有兩個聽膜: 一個大的後聽膜, 一個小的前聽膜。後聽膜(圖1a, 2a)是長橢圓形, 它的長軸和前脛的長軸同一方向; 用顯微尺來測量、它的長徑約爲 0.84 毫米, 短徑約爲 0.25 毫米; 內膜緣距膝縫(脛節和腿節的接界縫)約爲 0.67 毫米。前聽膜(圖1b, 2b)較後聽膜小得多, 它的形狀也是橢圓的, 長徑約爲 0.18 毫米, 短徑約爲 0.07 毫米; 但向內的一端偏向脛的腹面; 內緣距膝縫約爲 0.89 毫米。用高倍鏡來觀察整封的片子、從聽膜外可以看到很多的平行而細密的橫紋, 這些乃是貼近聽膜裏面氣管壁的紋路, 並非聽膜本身的結構。同時前後兩聽膜表面上都好似光滑, 毫無任何的紋路或毛刺; 但是在將固定的標本上的聽膜剝下來, 用油鏡觀察時, 膜面却帶有疏疏的排列着很小的短刺。

2. 前脛基部的解剖: 首先我們將前脛經過後聽膜的橫切面(圖4)來仔細的觀察一下,以便對它的內部解剖作初步的了解。這個切面爲半月形。具有後聽膜的一面,向內凹入,具有前聽膜的一面向外凸出。圖4所表示的切面、並不經過前聽膜,因此凸出的部分幾丁甚厚。最厚的部分竟達120微米,而後聽膜的厚度不過1—1.5微米。如果切片經過前聽膜(圖25a)則前聽膜自身却是一層較薄的幾丁。在這個聽膜裏面貼襯上一厚層表皮細胞。就圖4來看、切面的中央,爲前脛氣管的兩個分支所佔滿。緊貼在後聽膜裏面的是氣管後支(Trp),切面略呈半月形;和後聽膜接近的一面依照聽膜凹度向裏凹入,管壁比聽膜還要薄。沿着上下的方向測量,高約爲240微米,氣管前支(Tra)較小,切面的形狀不很規則,接近氣管後支的地方上下較狹,靠近脛的幾丁前壁的一面較寬,兩個氣管支的中間,有一隔膜,它是由相鄰的兩個氣管壁合攏來做成的,

氣管的上部有一空隙是上血腔,下部的空隙是下血腔,在下血腔裏有切斷的肌肉(M)和神經(N),在上血腔裏、肌肉和神經都沒有,僅有若干遊離的血細胞,聽脊(C)亦在上血腔中,它的切面爲三角形,底邊大部份落在氣管前支的上面,頂點向上、略偏前方,

我們根據整封的片子,更參考連續的橫切片,把前脛基部的主要的結構,再作說明如下,

先從氣管談起。前脛裏的氣管是從腿節來的,從進入脛節起直到聽脊的下面它是分爲兩支的。這兩個氣管分支前後平列,靠近後聽膜的一支粗些,延至後聽膜將盡的地方,兩個分支又合攏爲一。

前脛中有兩個感覺器(即兩個劍鞘器),一個是膝下器(圖3 S),另一個是聽脊(C),膝下器又名上聽器,因爲它的位置、既在膝縫之下又在後聽膜的內上角,聽脊的位置是介於兩聽膜之間;從後聽膜向裏面看,它在聽膜的基部,約有聽膜全長的一半,在整封的片子裏,這兩種感覺器都可以看得見;不過從側面看膝下器,很難決定它的眞正形狀,倘若用達來費德氏的蘇木精染色,全部聽脊、非常清晰;連大部分的劍鞘體和延到附着點的繫絲、也都能看得淸楚。

進前脛有兩條神經。一條是膝下神經(Sn)接到膝下器的上角,另一條是從脛神經分出來的一支,叫聽神經(Tn);它一方面分支到膝下器的前角,一方面伸到聽脊的底側面、供給聽脊的神經細胞

3. 膝下器: 此器位置傾斜,從縱切、橫切、平切的片子裏,都不能看出它的全

貌。我們先觀察縱切的片子，膝下器的切面在其中爲梭形，長約 140 微米；梭的最寬處約爲 20 微米。它的位置是斜的，上端靠近幾丁，下端靠近氣管；它的長軸和幾丁壁斜交，成 65° 的角（圖 5）。

我們再觀察連續的橫切片，由脛的基部向末梢逐片推換；這樣，膝下器即可分爲若干片段向我們出現。起初看見神經細胞，後來看到劍鞘體和被斜切的末端細胞，最後看到末端細胞平行於氣管的上壁。我們最初看見的神經細胞、是在脛的橫切面背部中央地方，後來漸漸移向脛的前面出現，最後移到氣管前上角和脛的幾丁壁之間。所有的末端細胞都是長錐形，錐尖攢聚在一起，用繫絲附着在後聽膜的上角附近，距膝縫約爲 0.89 毫米。

在整封的片子裏，我們從側面可以看到有兩條神經通到膝下器。膝下神經通到該器的上角，聽神經的分支通到該器的前角。兩條神經都分出許多神經細胞。從連續切片裏觀察知道這些細胞連成一片，很難明顯的劃爲兩組。

總結以上所述，膝下器是一扇形（即三角形）的結構。倘若以末端細胞攢聚的一點作爲扇柄的終點，那麼神經細胞即分佈在扇頂上，而劍鞘體即順着扇摺的方向排列着。若將此扇的一邊和氣管壁平行的放下，扇柄的末端（我們叫它膝下器的後角）指向後聽膜的上角；扇面上的一角（膝下器的上角）向上，和幾丁內表皮接近；另一角（膝下器的前角）落在氣管和幾丁前壁之間；整個的扇子略向脛的上方弓出；膝下神經和聽神經的分支依次和膝下器的上角及前角相接連；這樣的譬比，膝下器的自然形態和位置就不難想像了。膝下器的末端細胞呈錐狀，很長；劍鞘體僅將頂端埋入在這些細胞的基部；因此這些劍鞘體全排在扇面上靠近頂邊的部分；鞘頂結都是指向膝下器後角（即該器的頂端附着點）恰似“衆矢指射一的”。

4. 聽脊：在整封的片子中或在脛的縱切片（圖 5）裏，聽脊的側面爲斜邊三角形。若以靠近氣管的一邊爲底，這底是三邊中最長的；以偏向脛的基部的一邊爲最短。此三角形的底約長 400 微米，高約 160 微米，在橫切片中（圖 4），聽脊亦略呈三角形，尖端向上。因此我們知道聽脊是一個三稜體，一面靠近氣管壁、兩頭尖；其他兩面本身爲三角形、它們的底邊分別和三稜體的底面左右相連接，另兩邊互相連結、頂點與聽脊的附着點相合。

就組織學的結構來講，聽脊可以分爲兩部分。一部分爲基部，中間有一個由於一羣末端細胞組成的錐體，我們叫它基錐。這些細胞也是錐形的，它們用胞間原形質橋和纖維牽牢，細胞的尖端向上，攢聚於一點；並藉若干繫絲連接到附着點上去，

另一部分爲梢部，除了做成圍界的薄膜外，幾乎全部空虛。聽脊由聽神經供給神經細胞。聽神經在膝下器的前角附近膨大成一神經節，有多數神經細胞在其中。由此神經節向外，沿着聽脊的前底側，有一連串的神經細胞存在，直至略超過聽脊基部的末端爲止。每一個神經細胞在末梢爲一中間細胞及其劍鞘體所包圍，再加上一個末端細胞，構成了一個劍鞘器單元。聽脊共有劍鞘器單元49個，因此劍鞘體的數目，也是49個。在神經節和聽脊的基部中間，劍鞘體的方向是由內向外的，也就是說與氣管壁平行的；其他的劍鞘體則沿着基錐的底側漸漸地由前方繞轉到基錐的外方，同時鞘頂結所指的方向也依次移轉，要皆以基錐的附着點爲鵠的。因此最後幾個劍鞘體反而向內上方傾斜，和氣管壁構成了一個銳角，這角和聽脊的外角方向是一致的。所有的劍鞘體，它們的頂端都是埋入在末端細胞的基部，而所有的末端細胞都是附着到幾丁上去的，因此蟈蟋蟀聽脊上的一切劍鞘器單元都是屬於被膜式。就末端細胞和聽脊基錐的關係來講，大多數的末端細胞都包含在基錐的裏面，因爲實際上基錐卽是由它們做成的；祗有在基錐外方的少數（亦卽是最末的幾個）劍鞘器單元中，末端細胞很細長，延出基錐之外；結果這些劍鞘器單元中的劍鞘體亦卽離開了基錐一個小小的距離了。劍鞘體的形狀雖然改變很少，但是它們比較粗短，同時鞘頂結也變了肥大一些。

（二）油葫蘆

1. 聽器外形的觀察：油葫蘆和蟈蟋蟀一樣，前脛上有聽膜一對，前聽膜小而後聽膜大，後聽膜（圖7a和8a）爲長橢圓形：長徑約爲1毫米，短徑約爲0.4毫米，它的長軸和脛的長軸一致，內緣距膝縫約爲1.27毫米。前聽膜（圖7b和8b）是卵圓形：長徑約爲0.3毫米，短徑約爲0.18毫米。內端偏向脛的腹面，因此前聽膜的長軸與脛的長軸斜交，約成銳角15°。前聽膜的幾丁框是兩端厚而兩邊薄，厚的部分約爲39微米，而薄的部分約爲20微米。前後兩膜的表面，有若干非常分散而短小的刺。

2. 膝下器：在脛的縱切片子中，膝下器爲梭形；上端距膝縫約爲1毫米。梭長約爲200微米最寬的部分約爲26微米，全梭斜置，與脛的長軸所成的銳角約爲40°。梭中的細胞都被傾斜的切斷，因此不能看出此器眞正的形狀。

在平切的片子裏，膝下器成弓形，弓背向着脛的末端，劍鞘體的位置在前半弓上；末端細胞延向脛的後壁，在聽膜內上角58微米地方附着。

在橫切的片子（圖9）裏，油葫蘆的膝下器和蟈蟋蟀的膝下器在結構上大致相

同；但在靠近聽脊這邊的部分略向上弓出，前半弓裏有劍鞘體，末端細胞藉繫絲附着在脛的後壁幾丁上。

由上面的叙述，知道油葫蘆的膝下器亦係扇形。劍鞘體的數目約爲 20 個。欲知其詳細情况，可以參考本文關係闘蟋蟀的膝下器一節中的描述，此處爲避免重複起見，不再多說了。

3. 聽脊：油葫蘆的聽脊（圖 10）和闘蟋蟀的相似，亦係由薄膜圍成的三稜體。在整封的片子裏，它的側面是三角形，頂點卽是此器的附着點；底邊長約 411.6 微米，沿着氣管縱行，略向氣管腔內弓出。此器分爲基部和梢部，基部內含基錐，梢部空虛沒有劍鞘器單元。基錐的側面亦是三角形。長約 196 微米，高與長相等。聽脊的橫切面爲長三角形；內裏所含的基錐爲梨形，梨尖向上，附着點偏向脛壁的上前方。觀察脛的橫切面，中央有兩個氣管支，前支小而後支大（圖 25b），聽脊的主要部分是在前氣管支的上壁外，而一小部分却跨上了後支的上面。

聽脊的劍鞘器單元約爲 65 個。在膝下器前角鄰近處，聽神經膨大成一神經節從此神經節出發的單元，它們的劍鞘體係由內而外的指向基錐，聽神經沿着聽脊前緣走向外方，做成聽脊神經。從聽脊神經上分出一連串的劍鞘器單元；它們的末端細胞參加構成基錐；它們的劍鞘體從基錐的後方漸漸地轉到基錐的外方。在最後若干個劍鞘器單元中，末端細胞變爲狹長的帶，繫於基錐的外下方；因此劍鞘體便和基錐相距較遠，反而和氣管壁靠得很近了。同時劍鞘體的長度變短，鞘頂結也比較大。但是在油葫蘆聽脊中，一切的劍鞘體單元都屬於被膜式；卽雖在最後兩三個單元中，劍鞘體的形狀已和基錐底面及內所有的顯有不同，而末端細胞和基錐仍保持着明確的連繫（圖 11）。

（三）紡織娘

1. 聽器外形的觀察：紡織娘的前脛全長約爲 13 毫米。前面和後面各具有一個聽膜（圖 13 和 14）。這兩個聽膜都是長橢圓形；後聽膜的長徑約爲 1.57 毫米，短徑約爲 0.67 毫米；前聽膜的長徑約爲 1.53 毫米，短徑約爲 0.63 毫米；因此這兩個聽膜大小差不多。它們的內緣距膝縫約爲 2.5 毫米。膜的表面光滑無紋。前後兩聽膜都略在幾丁壁上向內陷入；聽膜外並無聽蓋，因此爲外露式，在此處附帶的談一談聽膜的切面，聽膜的厚度頗爲不勻：向脛的背部膜厚達到 14 微米，外幾丁層佔 8.5 微米；聽膜中部頗薄約爲 1.5 微米；向脛的腹面聽膜又漸漸變厚，但終不能達到 14 微米．在整個聽膜的切面，我們看到一層染色較深的外幾丁層；此外尚

有一層染色較淺的內幾丁層，但在聽膜的中部簡直無法看出。

2. 膝下器：在縱切的片子中，切斷了的膝下器具有兩臂。一臂與前脛幾丁壁平行，神經細胞在其內端，其外端與另一臂相接，有薄膜相聯縛（參看圖 19）。另一臂呈棱形，向下的一端格外尖，此尖部和聽神經通入聽脊以前所形成之神經節相接近。

在橫切片子中，神經細胞先出現於脛壁上部中點處，切斷的末端細胞連綴成斜帶，劍鞘體的方向亦與此斜帶一致，觀察連續的橫切片，此斜帶漸漸寬起來，同時位置也漸漸橫過來，與氣管壁相平行。神經細胞初在上壁中央，後來便向前上角移動，一直移到氣管前支與幾丁壁之間，附着點在幾丁後壁上，它出現於帶狀體幾乎橫置之時。紡織娘的膝下器和鬥蟋蟀及油葫蘆的膝下器形狀大致相似，它們都是扇形（或叫三角形）。後角爲附着點，上角和前角爲神經通入之處，前角與聽神經分支連接，與附着點約在一水平線上，上角在脛的上壁中點處和膝下神經相連，這兩個神經所供給的神經細胞很難明顯的分成兩組，但是整個的膝下器並非在一個平面上，正如一張三角形的紙從中間摺了一摺，使摺縫通過三角頂點和另一邊的中點，此兩摺面約成 140° 的角，劍鞘體的數目約爲 37 個，排列在靠近扇面的頂部，都是指向附着點。

3. 聽脊：紡織娘的聽脊（圖 16）全長約爲 1133 微米，分爲基部和梢部。基部內含基錐。除了大小頗不相同和末端細胞們胞間空隙更加顯著而外，基錐的結構和鬥蟋蟀及油葫蘆的基本上並沒有多大的區別。梢部細長，約達 978 微米；和基錐連接之處高約 92 微米，因此高度尚不及長度的 $^{1}/_{10}$。梢部充滿了橫列的劍鞘體，每一劍鞘體埋入一個末端細胞內；因此與兩種蟋蟀的聽脊相比，則是情形大異。

在聽脊的基部約有劍鞘體 30 個，其排列的方法和鬥蟋蟀及油葫蘆的聽脊基部的劍鞘體大致相同，聽脊梢部的劍鞘體約有 52 個，排成一行，絕大多數的劍鞘體垂直於氣管壁，鞘頂結向上。但靠近基錐有些過渡型的劍鞘器單元，它們的末端細胞向基錐傾斜，形體細長，胞核從聽脊的上緣下退，而劍鞘體也距離上緣較遠。中間細胞的核並不在聽脊的下緣附近，却上移到聽脊的中部（圖 17）。從聽脊梢部內端向外端看去，劍鞘器單元有以下的變化：(1) 從斜行變爲直立；(2) 末端細胞漸漸變爲扁短，沿着聽脊上緣排列成聽索；(3) 末端細胞的核漸漸移近上緣；(4) 劍鞘體的位置也和上緣漸漸接近；(5) 鞘頂結漸漸變大，劍鞘體漸短，至聽索中段以後，多數無大變化；(6) 中間細胞的核漸和聽脊的下緣接近；(7) 在聽脊的末端部分，約有

佔全數 $^1/_5$ 的劍鞘體排得很靠緊; 同時它們的鞘頂結高出聽脊上緣之外, 好似突出末端細胞的頂端, 仔細觀察鞘頂結外面仍包有很薄的胞質. (8) 最後一兩個劍鞘體位置斜向內方, 形體細瘦, 鞘頂結也小(圖28 g)。

在脛的橫切片中, 聽脊基部是斜錐狀, 尖端附着在脛的幾丁壁上前方. 聽脊稍部的切面並非三角形, 它的形狀好似覆鐘; 鐘底由一個末端細胞做成, 略微向外弓出; 鐘口張得很大, 覆在前氣管支上。在傘狀劍鞘體的下端, 有一根很清楚的軸線; 此線曾在半途向前方作一曲折, 仍舊向下延長, 至氣管壁上方漸漸細瘦而消跡。神經細胞偏在氣管前上角和幾丁壁之間, 觀察連續的橫切片方才知道它的末梢通到劍鞘體中間去。

(四)夏螽(俗名織布娘)

1. 聽器外形的觀察: 夏螽的前脛上有一對聽膜, 後者生在前脛的肥大部分; 前後各一, 大小相等。它們都有聽蓋遮掩着, 僅在脛的背面留有狹長的聽縫兩條, 各有一聽腔由聽縫通於外。前肥大部分側面寬度約爲 0.81 毫米。聽蓋爲長橢圓形, 長徑約爲 1.22 毫米, 短徑約爲 0.46 毫米; 表面光滑無刺, 亦無紋路, 僅有疏疏的排列着 5 至 6 根感覺毛而已。聽膜形似聽蓋而略小, 長徑約爲 1.07 毫米, 短徑約爲 0.38 毫米。圖 15 係前脛的背面觀, 示兩條聽縫的位置。聽縫長約 0.6 毫米, 寬約 0.1 毫米, 距膝縫約爲 1.3 毫米。

2. 前脛的橫切面: 夏螽的前脛橫切面(圖 18)將近一圓形。上下高約爲0.73 毫米, 前後寬約爲 0.79 毫米, 切面中間被聽蓋所包圍之部分爲脛幹, 其寬佔全切面橫徑約 $^3/_8$。前後聽蓋爲二摺出之薄片, 由脛的腹側包向背面, 直至與脛幹上側幾乎相接; 從聽腔的底部計起, 高度約爲 0.64 毫米。兩片聽蓋約成對稱型, 所包含之聽腔, 寬約 0.23 毫米。聽幹前後各有一聽膜, 包在聽腔中, 高約爲 0.3 毫米。靠近聽縫的部分聽膜較厚, 約爲 7 微米; 靠近聽腔底部聽膜較薄, 約爲 0.5 微米。在脛幹的中部有兩個氣管支, 前後並列, 大小相等。聽脊在前氣管支上, 向上血腔中突出。上血腔中僅有少數血細胞, 而下血腔中則有肌肉和神經。下血腔且向兩邊擴張, 通入兩聽蓋的中心部分。因爲聽蓋的兩層表皮細胞很靠近, 所夾入的血腔也就不甚明顯。在兩個氣管支中間有一隔膜將它們隔開, 這隔膜大致爲 S 形, 上部厚而下部薄。聽脊的橫切面爲覆杯形(圖 21), 杯高約爲 2.7—3.6 微米, 杯底向上血腔中弓出, 杯口長約 7.2 微米, 覆在前氣管支上。

3. 膝下器: 夏螽的膝下器爲扇形, 和紡織娘的膝下器相似, 此器沿中線到附

着點摺起，因此在脛的縱切面中呈人字形（圖 19）。內臂約與脛之長徑平行而外臂則與內臂成直角。劍鞘體數目約爲 50 個。

4. 聽脊：夏螽的聽脊位於前氣管支上，分爲基部和梢部。在縱切片中聽脊爲三角形，底邊長 690 微米；基部佔 105 微米，梢部佔 585 微米。基部約有劍鞘體 13 至 15 個，而梢部則有 31 至 42 個。

基錐高約 58.4 微米。和紡織娘一樣，基錐中的細胞都是錐形，一端細長，中含繫絲，附着到幾丁壁上；它們具有胞間空隙，用纖維互相牽牢；但是細胞的數目較少。基錐中劍鞘體排列的情形，和紡織娘大致相似。

聽脊梢部在靠近基錐的地方，僅有一兩個不顯著的過渡型的劍鞘器單元，因此也就沒有細長的末端細胞和胞核遠離聽脊上緣的現象（圖 20）。在梢部第二個劍鞘器單元（箭頭所指的）中、末端細胞即是扁形，鞘頂結和聽脊上緣相距很近。中間細胞的核位於氣管壁附近，照這一個單元的結構情形來講，它和聽脊中段的"高度特化"的劍鞘器單元（圖 21）相差有限了。

在此處我們來談一談"高度特化"的劍鞘器單元。圖 22 表示三個這樣的單元；但神經細胞偏在一邊，未能表出。它們的位置在聽脊的中段，彼此都很相似。每一個單元有一個末端細胞，一個中間細胞，一個劍鞘體和一根軸線。末端細胞形狀像帽子，頂上弓出，下邊略向內凹入，兩邊漸薄，和鄰近的末端細胞接牢。細胞質染色頗濃，質地均勻一致。中間細胞染色甚淡，有些部分似乎具有不均勻的質粒；在劍鞘體的下端它有一個空泡。劍鞘體約有一半長度埋入在末端細胞中；鞘頂結非常粗大；壁縱突顯明，向下端聚攏；因此劍鞘體的形狀頗似一降落傘。從劍鞘體下端出來的軸線向着聽脊下緣延長；但在半途曾經扭轉一次，扭轉的方向是對着脛的前方。靠近氣管壁即聽脊的下緣處有若干支持纖維排列成錐狀，尖端向上；神經細胞的末梢和軸線即從錐底透入，從錐尖透出，然後上達於劍鞘體之下端。中間細胞的核是在這種錐體的內方。在聽脊梢部的末端，和紡織娘一樣，也有斜立的劍鞘體兩個；它們不知聽脊中段的高度特化的劍鞘體相同，形體細瘦，鞘頂結也小。

若從聽脊的頂上觀察，梢部的末端細胞係作一直線的排列；每一細胞中含一胞核和一劍鞘體，細胞的形狀由內及外而漸扁，構成了一長索。此索我們叫它爲聽索，向末端漸漸變狹。在索的基部、胞核或在鞘頂結的左邊、或在右邊；向索的末端去，胞核變成馬蹄鐵狀，有從內方漸漸包圍鞘頂結的趨勢；最後則胞核形如半環，將鞘頂結半抱於懷；在聽索的末段，胞核和鞘頂結的關係都是屬於後述一種情形（圖

24)。

我們爲什麼要說夏螽聽脊梢部中段的劍鞘器單元是"高度特化"的形式，祇要把它們和膝下器的劍鞘器單元比較一下就很容易了解了。在膝下器的單元中，末端細胞錐狀，頗長；劍鞘體細瘦；單元爲被膜式。在高度特化的單元中末端細胞方而扁；劍鞘體傘狀；單元爲下膜式。我們認爲被膜式是一種基本形式，因此稱下膜式爲高度特化的形式。

三、討　　論

根據我們研究的結果，提出以下幾點來作討論：

(一)聽膜和聽蓋（圖25 a—d）：鬥蟋蟀的後聽膜是大而薄，顯然的具有聽覺的功用。至於前聽膜面積很小，並且厚得多；膜內既有一層厚的表皮細胞，距前氣管支又較遠；因此在聽覺功用上至多不過是居於幫助的地位，而不是主要的聽覺結構（圖25 a)。

油葫蘆的前聽膜也很小；若比起鬥蟋蟀來，在比例上却要大得多。但是前聽膜和前氣管支的距離則遠不如後聽膜和後氣管支的距離來得近，因此前聽膜在聽覺功用上也不會有很大的作用（圖25 b)。

在紡織娘，前後兩個聽膜面積相差無幾；它們同樣的和氣管壁相緊貼，因此兩聽膜都具備了可振動的條件，自然也都有聽覺的功用（圖25 c)。

上面所說的三種昆蟲的聽膜，都沒有聽蓋遮掩；夏螽前後兩聽膜都是有聽蓋的，它的前後兩聽膜大小和形狀，大致相同；兩聽蓋也是如此；因此這兩種結構均屬兩邊對稱式，和紡織娘一樣，前後兩聽膜面積頗大，都緊貼在氣管壁上，因此都應當有很靈敏的聽覺功用。我們推想聽蓋對聽膜確有保護的作用，同時也能够更明確的辨別聲音的來源。從進化的觀點來看，前聽膜比後聽膜小的足聽器應是原始的；前聽膜加大至和後聽膜相等，是比較進步的；前後兩聽膜大小相等而又加上聽蓋的，也應該是最進步的（圖25 d)。

(二)中間器問題：史瓦拜原繪的叫哥哥（*Decticus verrucivorus*）足聽器的縱切簡圖，至今在各種昆蟲書籍中成爲唯一的藍本，這個簡圖有三個感覺器：第一是膝下器，第二是中間器，第三是聽脊。聽脊又分爲基部和梢部，後者史氏又叫它爲聽脊的本體。在外拜（1933）的昆蟲學教科書中（第311至312頁）、關於螽蟖科昆蟲前脛中感覺器的叙述，和史氏相同；曾說道："中間器是由少數的劍鞘器單元組成；

旣和氣管沒有任何關係，更不會繫牢在幾丁上。”較近出版的尹目司(1948)的昆蟲學教科書也轉載了史氏的原圖，非獨將聽脊基部結構未加註釋，並且肯定的說中間器裏的劍鞘器單元是屬於下膜式。

但是關於中間器還有別種意見，阿待隆(1892)早就主張有中間器，根據他的描寫，他所說的中間器，其中全數劍鞘器單元屬於被膜式，和我們所描寫的聽脊基部結構完全一樣。又在“昆蟲的感覺”一書中(1933)，愛特云蓋曾引斯諾迦司的原文來說明螽蟖科昆蟲足聽器的結構；關於中間器一節，則指明其末端有纖維和細胞束連接到前脛的幾丁壁上；更在末節中引證阿待隆的話，再度肯定有一束纖維和細胞做成的索，將中間器連接到足的幾丁壁上去。

總結起來，各家所說不外乎兩個主張：一個主張是說中間器是在膝下器和聽脊之間的獨立器官，劍鞘器單元爲下膜式；另一個主張說中間器爲具有被膜式單元的器官，並未說明它是不是和聽脊基部有密切的關係。根據我們的觀察，聽脊確有基部和梢部之分；從膝下器旁神經節向外來，有些劍鞘體指向聽脊的基部，它們的末端細胞毫無例外的構成了基錐的一部分。因爲這些劍鞘器單元同基錐不完全在一個平面上；它們的劍鞘體和基錐連繫的部分常被切斷；以致誤被認爲是另一器官，更曲解爲下膜式。實際講來，前人所謂中間器者乃是聽脊基部的一部分，因爲觀察的錯誤，乃致意見分岐。我們現在的意見認爲中間器這個名稱，沒有保留的必要。因此主張蟋蟀和螽蟖的足聽器中祇有兩個感覺器：膝下器和聽脊。鬥蟋蟀和油葫蘆的聽脊全數劍鞘器單元都是被膜式；紡織娘和夏螽除了被膜式的單元而外，在聽脊梢部再加上若干下膜式的單元；下膜式的單元祇有聽脊梢部中才能看到，我們認爲它們是從聽脊基部被膜式單元演化而來，在下一段中當更詳細說明理由。

(三)聽脊梢部的下膜式劍鞘器單元的來源：仔細觀察鬥蟋蟀聽脊的基部，可以見到少數劍鞘器單元有從基錐離心部分向聽脊梢部遷移的趨勢；它們的末端細胞仍和基錐相連，依然是屬於被膜式；它們的劍鞘體離開基錐並不太遠，形狀也沒有多大的變化(圖5和6)。在油葫蘆的聽脊中，與上述同位置的劍鞘體單元數目有增加，末端細胞仍然很清楚的和基錐相連，整個的單元都是傾斜的排列着。它們的劍鞘體離開基錐格外比在鬥蟋蟀中的遠了一些，即是愈靠近聽脊的下緣或氣管壁了。雖然劍鞘體略略變得粗短些；鞘頂結變得肥厚些；但通體看來仍然圓筒般的結構，離開高度特化的形式—傘狀—甚遠。統觀鬥蟋蟀和油葫蘆的聽脊，其中的劍鞘器單元都是被膜式，並沒有下膜式；而這些單元又都聚集在聽脊基錐附近，在梢部

可以說沒有單元。倘若把超過基錐離心部分以外的單元，當作梢部中的結構，那麼數目也是很少的（圖10和11）。

我們再看紡織娘，那情形就不同了。紡織娘的聽脊也分基部和梢部，後者在比例上是很狹長，在它和基錐接近的地方，劍鞘器單元是斜立的，末端細胞偏向基錐；這些細胞形體狹長，胞核從聽脊上緣向裏面退至相當距離；劍鞘體在聽脊上緣和下緣的半途。以上所說的情形，表明在紡織娘的聽脊上仍然有和油葫蘆聽脊上相類似的劍鞘器單元。但在紡織娘聽脊梢部上的單元並不止是這一種形式，向梢部的中段去，單元的結構即漸漸的改變了；主要的是劍鞘體趨近傘狀，末端細胞漸變爲扁扁的帽子形式，我們實在也沒法證明它們和基錐的附着點還有任何連繫了。在這種情形之下，我們祇可以叫這樣的單元爲下膜式，大部分梢部上的單元都是屬於這一類。進一步講，聽脊基部的單元是被膜式，梢部中段以後的單元是下膜式，在梢部內靠近基錐的單元是代表從被膜式進化到下膜式的過渡型，保留着進化的遺跡，因此令我們推想，下膜式的劍鞘器單元是由被膜式進化來的，同時我們也可以推想聽脊的基錐是屬原始的結構，而梢部則是後來演進的（圖16和17）。

最後我們再談談夏螽的聽脊，除了聽膜外有聽蓋遮掩是表示高度進化而外，聽脊上的劍鞘器單元也有比紡織娘的更進步的地方。第一是聽脊基部的劍鞘體數目大大的減少。第二是過渡型的單元減至最低限度：在聽脊梢部最靠近基錐的地方，僅有一兩個單元的末端細胞略有向內延長的現象（圖20），但大致的結構已和中段高度特化的單元相似。第三是劍鞘器單元的高度特化：末端細胞扁覆似帽、劍鞘體粗短如傘。我們相信過渡型單元的減少是一種進化的現象，和聽蓋的發達是分途並進的。

從我們研究四種直翅目昆蟲聽脊的結果，我們試作以下的結論："聽脊梢部的劍鞘器單元是由基錐分出來的；經過長期的進化，它們由被膜式變成了下膜式；那些過渡型的單元仍舊存在某些次級演化的類型中（例如紡織娘），但在高級類型中（例如夏螽），它們幾乎全數演變成高度特化的形式了。"

（四）劍鞘體形狀的演變：在我們所研究的四種昆蟲中，膝下器中的劍鞘體都是細長的（圖26至29中的a）。這種結構是最常態的，據我們知識所及，昆蟲體內一般的劍鞘體形態都是如此。我們在蝗科昆蟲腹聽器所看的，也都是這樣的形狀。在本文所述的四種昆蟲聽脊基部的劍鞘體也是細長的（圖26至29b）。在鬥蟋蟀的聽脊中，祇有靠近基錐離心的部分有一兩個劍鞘體形狀有了些變化（圖26c），它

們比基錐中其他的劍鞘體要短得多；若就鞘頂結和劍鞘體全長的比例來講，鞘頂結略有變為肥大的現象。在油葫蘆的聽脊梢部裏，大致情形和鬥蟋蟀的相差不多，惟基錐離心部分最後一個劍鞘體（圖 27d）離開基錐更遠，鞘頂結在比例上又比鬥蟋蟀中的肥大的程度更顯著了一些。就紡織娘來論，它的聽脊梢部過渡型的劍鞘器單元也具有過渡型的劍鞘體（圖 28, c）。由此逐一變化到聽脊中段，劍鞘體便成顯明的傘狀了（圖 28 e）。從中段向末端劍鞘體變化不多，但不免略有變得細瘦的現象；惟最末的一兩個劍鞘體形體特別細瘦（圖 28 g），位置傾斜，引人注意。在夏螽聽脊梢部中沒有顯著的過渡型劍鞘器單元，因此也沒有顯明的過渡型的劍鞘體，從靠近基錐部分起，聽脊梢部中的第一個劍鞘體（圖 29 c）已經相當的粗短了，這個劍鞘體的形狀已經和紡織娘聽脊梢部中段若干演進最高的相彷彿。這種形態上的演進，在夏螽裏還要超過了紡織娘聽脊梢部中任何一個；例如圖 29 f 所示，這是夏螽聽脊梢部由內向外第二十四個劍鞘體，特化到了最高度。從第一到末端倒第三個，全數劍鞘體都是傘狀，依次減短。最末的一二個劍鞘體（圖 29 g），也和紡織娘的一樣，身材細瘦、鞘頂結小、位置向內傾斜（參看圖 23）。

總結本節所述，直翅目昆蟲足聽器中的劍鞘體有進化不同的程度。進化的方向是由細長變為粗短；同時鞘頂結由箭頭形變為傘蓋狀。這種變化在鬥蟋蟀中方才開始，在油葫蘆中略有進步；在紡織娘中，聽脊梢部中段的劍鞘體已變為傘狀；這種傘狀的劍鞘體在夏螽中更演進達到最高的階段。在這裏我們要說明的，即是我們所研究的四種昆蟲，它們聽脊的結構實有顯著不同之點；這雖不能說明這四種昆蟲血緣上關係，而它們聽脊的異點却可以供給我們建立一種假說的基礎。這假說包括以下兩點：(1)聽脊梢部的劍鞘器單元是由聽脊基部分出；(2)傘狀的劍鞘體係由管狀的進化而來。

參 考 文 獻

1. Adelung, N. von, 1892. Beiträge zur Kenntnis des tibialen Gehörapparates der Locustiden. *Zeit. wiss. Zool.* 54: 316-49.

2. *Debaisieux, P. 1938. Organes scolopidiaux des pattes d'insectes. *la Cellule,* **47:** 77-102, 12 pls., 28 figs.

3. Eltringham, H. 1933. The Senses of Insects. 126 pp., 25 figs., Methuen Co., London.

4. Graber, V. 1876. Die tympanalen Sinnesapparate der Orthopteren. *Denks. Akad. Wiss. Wien.* 36: 1-140, 10 pls.

5. Hensen, V. 1866. Ueber das Gehörorgan von Locusta. *Zeit. wiss. Zool.* **16: 190-207.**

6. Herbig, C. 1903. Anatomie und Histologie des tibialen Gehörapparates von Gryllus domesticus. *Arch. f. mikr. Anat. u. Entw.* **61: 697-729, 2 pls.**

7. Imms, A. D. 1948. A general textbook of Entomology. Methuen Co. London. xii + 727 pp., 624 figs.

8. Schwabe, J. 1906. Beiträge zur Morphologie und Histologie der tympanalen Sinnesapparates der Orthopteren. *Zoologica,* **20: 86 pp.**

9. Weber, H. 1933. Lehrbuch der Entomologie, Jena. 726 pp., 555 figs.

10. Wigglesworth, V. B. 1950. The Principles of Insect Physiology. 544 pp., 355 figs., Methuen Co., London.

THE TIBIAL TYMPANAL ORGANS OF GRYLLIDAE AND TETTIGONIDAE

Hsü Fon-tzou and Shen Lie-mei

Academia Sinica

In this article the authors report their studies on the structures of the tibial tympanal organs of two crickets (Gryllidae: *Gryllodes berthelus* Sauss and *Gryllus testaceus* Walk.) and two katydids (Tettigonidae: *Mecopoda elongata* L. and *Hexacentrus unicolor* Serv.).

The scoloparia within the tibia at the level of tympana are of two kinds: the subgenual organ and the crista acustica. In all the species presently studied the subgenual organs are fan-like structures, each being innervated by a subgenual nerve and a branch of the tympanal nerve. Of the crickets the crista acustica consists of a number of scolopidia of the integumental type only; their distal cells constitute the proximal part of the crista, which is now termed by the authors as the basal cone. In Tettigonidae the crista acustica has a similar basal cone as in Gryllidae but its distal part consists of a great number of subintegumental scolopidia arranged in a longitudinal row.

In a special section (see the Chinese presentation above) the authors also made discussions from the evolutionary point of view on the results

of their studies:

(1) The evolution of the external structures of the tibial tympanal organs is supposed to have gone through three different stages: a) two tympana uncovered and unequal in size, of which the anterior one is much smaller than the posterior one as in Gryllidae, especially in *Gryllodes;* b) two tympana uncovered and equal in size as in *Mecopoda;* and c) two tympana equal in size and covered each by an operculum as in *Hexacentrus.*

(2) In all the species studied the basal cone forms the proximal part of the crista acustica, there is no intermediate organ as mentioned by former authors.

(3) The scolopidia of the subintegumental type in the distal part of the crista acustica are believed to be evolved from those of the integumental type of the basal cone.

(4) Based upon the comparison of the scolopal forms it is evident that the subintegumental scolopalae most probably have undergone progressive changes in their structures in the course of evolution.

In conclusion, it should not be omitted to mention here that the four types of tibial tympanal organs may serve only as examples to indicate the various stages of specialization possibly occurring in the course of evolution; their differences should not be taken as evidences to explain the phylogenetical relationships of these insects themselves.

縮 寫 說 明

Ab, 基圈壁突節
Af, 軸線
Am, 中圈壁突單
B, 血細胞
C, 聽脊
Cb, 聽脊的基部
Cd, 末端細胞
Cm, 中間細胞
Cs, 神經細胞
Ct, 聽脊的梢部
Cu, 角質層
Ep, 表皮細胞
F, 腿節
Fs, 支持纖維
G. 神經節
K, 鞘頂結
M, 肌肉
N, 神經
Nd, 末端細胞的核
Nm, 中間細胞的核
Nn, 神經衣細胞核
Ns, 神經細胞的核
Nt, 氣管壁細胞核
R, 聽腔
S, 膝下器
Sc. 劍鞘體
Sn, 膝下神經
T, 聽膜
Ta, 前聽膜
Tc, 聽蓋
Ti, 脛節
Tn, 聽神經
Tp, 後聽膜
Tr, 氣管
Tra, 前氣管支
Trp, 後氣管支
Ts, 聽縫(聽腔的口)